植物分类学报
第19卷 第1期 ACTA PHYTOTAXONOMICA SINICA 1981年2月

福建柏早期胚胎发育及其系统位置的商榷

陈祖铿 王伏雄
（中国科学院植物研究所）

摘 要

福建柏是我国特有裸子植物之一。它的原胚经过三次有丝分裂，产生8个游离核，然后形成细胞壁。原胚属标准型。开放层细胞与初生胚细胞的比率多数为4:4；少数为5:3或6:2。福建柏具裂生多胚，由于初生胚柄的生长速度不同，引起胚细胞的独立发育，从而产生多胚。

从早期胚胎发育的资料看，福建柏属与柏木属、扁柏属比较类似，它们应属于柏木亚科。福建柏属的系统位置，可能介于扁柏属和圆柏属之间。

福建柏属 (Fokienia Henry et Thomas) 乃柏科植物中的一个单种属，仅福建柏 F. hodginsii (Dunn) Henry et Thomas 一种。主要分布我国浙江、福建、广东、江西、湖南、贵州、广西、四川及云南等省、自治区，并由我国西南部向南伸延到越南、泰国和缅甸之间，最南分布可达北纬12°。目前尚无化石发现 (Miller, 1977; Florin, 1963)[10,14]。

关于柏科植物的分类以及福建柏在该科的位置，各学者间的意见很不一致。Pilger (1926)[16]将柏科分为侧柏、柏木和圆柏三个亚科，把福建柏属置于侧柏亚科中。Moseley (1943) 和 Buchholz (1948)，则根据胚胎发育的研究，将柏科分成四个亚科，也将福建柏属置于侧柏亚科中[5,15]。李惠林(1953)[12,13]根据生殖器官形态和球果结构，把柏科分为南半球的 Callitroideae 亚科和北半球的柏木亚科，并把福建柏属置于北半球的柏木亚科的柏木族中。而郑万钧、傅立国等 (1975、1978)[3,4] 根据球果种鳞质地、形状和排列，以及种子是否具翅等特点，将我国现存柏科植物分为三个亚科，把福建柏属置于柏木亚科中。最近 Eckenwalder (1976) 根据外部形态和植物化学等广泛特征的分析，甚至把柏科植物与杉科合并成一个科——柏科，而后把福建柏属归入柏亚科的柏木族中[8]。Miller (1977) 似乎也支持这两科合并的主张[14]。

本文试图通过福建柏属早期胚胎发育的研究，探讨它的系统位置和柏科植物的分类问题。研究材料采自我国浙江省龙泉县，具体的采集地点、研究方法与作者 (1978、1979) 在白豆杉的研究两文中所报道的相同[1,2]。

观 察 结 果

一、原胚发育

6月底(1964年，浙江龙泉)，福建柏开始进入原胚发育时期。这个时期，又可以细分为三个阶段：原胚游离核阶段，原胚胞壁形成阶段和成熟原胚的产生。

1. 原胚游离核阶段 福建柏的卵核在卵细胞中部受精后，合子向卵细胞底部移动，在移动过程中，受精卵开始进行第一次有丝分裂 (图版1:1—2)，分裂结果在2个子核之间

有明显的原生质联丝存在,以后联丝逐渐消失。同时,2 个子核的周围有丰富的颗粒状淀粉等物质(图版 1:3)。子核直径为 35—50 微米左右,比卵核的直径(65—85 微米)小约 1 倍。紧接着,2 个子核同时发生第二次分裂,分裂方式与上一次相似。在 4 个子核之间也有原生质联丝出现,但核的直径比 2 核时稍为小些,约 35—45 微米(图版 1:4—5)。不久,原胚游离核进行第三次有丝分裂,结果形成 8 个游离核,核的直径只有 20—35 微米左右(图版 1:6)。这三次分裂是连续的,而且每次分裂后,在子核之间都有原生质联丝出现。在这 3 次分裂中,第一次分裂是在卵细胞的中、下部或向基部移动过程中进行的,第 2—3 次分裂均在卵细胞的基部进行。

2. 原胚胞壁形成阶段 受精卵经过 3 次连续有丝分裂后,结果形成 8 个原胚游离核。原胚第三次分裂之后,在每个核之间的原生质联丝上,形成细胞壁。这时,8 个细胞有一定的排列方式,它们大体可以分为上、下两群细胞。上群细胞称为开放层细胞,从纵切面看,这些细胞三面具胞壁,上面没有胞壁,因此与颈卵器中存留的原生质相通,这层细胞简称为 O;下群细胞完全具壁,称为初生胚细胞,用 PE 表示。上群和下群的细胞数目,有一定的比率,就福建柏而言,一般 O:PE = 4:4,有时为 5:3 或 6:2。这个阶段的特点是:原胚细胞分成上下两群,上群细胞一般排列在一个水平上,下群细胞通常排列成 1—2 层。

3. 成熟原胚 原胚进一步分裂一般在上、下两群细胞中同时进行。开放层细胞分裂产生上层细胞(upper tier)——U,和胚柄层细胞(suspensor tier)——S;下群细胞即初生胚细胞变成胚细胞(Embryo cells)——E。因此形成了上、中、下三群细胞。上层细胞和胚柄层细胞是姊妹细胞,它们共同起源于开放层细胞(图版 1:8 表示开放层细胞正在分裂),而下群的胚细胞则是由初生胚细胞分裂的结果。因此,O:PE = 4:4 的原胚相应变成 U:S:E = 4:4:8;而 O:PE = 5:3 或 6:2 的原胚,则相应变成 U:S:E = 5:5:6(图版 1:9)或 6:6:4。总之,成熟原胚是由三群不同性质的细胞组成。上述 3 个阶段的细胞(或核)分裂,基本上是在颈卵器内进行的。一般说来,原胚的上、下两群细胞是同时分裂的。但福建柏的原胚则有时在开放层细胞先延长并分裂后,下群的初生胚细胞还未分裂,因此,原胚存在有 U:S:E = 4:4:4 或 U:S:E = 5:5:3 的情况。这是一种过渡时期,最终初生胚细胞还要进行一次分裂(图版 2:2)。

二、幼胚发育

7 月上旬,原胚成熟后,胚柄细胞迅速延长,把其末端的胚逐渐推向雌配子体组织的深处。当胚细胞群突破卵细胞进入雌配子体组织时,它意味着胚胎发育进入幼胚发育阶段(图版 2:3—6)。

在幼胚发育时期,上层细胞一般不再进一步分裂,处于逐渐退化的过程中;中层的胚柄细胞不断伸长,因此它一方面把其末端的胚推向前方,另一方面由于它本身的迅速生长,使胚柄形成 7—8 次的多回折叠(图版 2:7—8)。这时的细胞分裂活动主要集中在胚细胞团中。

福建柏初生胚细胞经过一次分裂形成胚细胞后,从理论上讲,这时的每个胚细胞,都有独立发展成为一个胚的可能。胚细胞的第一次分裂是横向的,与胚柄细胞相邻的胚细胞继续延长,形成初生胚柄,而它末端的胚细胞进一步不断分裂,形成多细胞的胚团。

初生胚柄形成后,其末端的胚细胞第一次分裂有两种情况:通常是胚细胞进行纵向

分裂，形成 2 个胚细胞，紧接着进行连续分裂，形成一个多细胞的独立胚；如果胚细胞的第一次分裂是横向分裂，与初生胚柄相邻的细胞就可能延长并产生第二级的胚管，然后它末端的胚细胞进一步分裂形成多细胞团。依此类推，也可能产生更多级的胚管。

在幼胚发育阶段，原胚柄细胞有时可能进行横向分裂，使原胚柄成为一节节的多细胞胚柄，但没有看到它们进一步发育成胚，这可能属于不正常的情况。在其他松柏类植物中，有时也能看到这些现象。此外，上层细胞，有时也进一步分裂，形成 7—8 个细胞，甚至可能再继续分裂几次，以致形成多细胞的胚团，或称莲座胚，但它们最终都败育退化。在颈卵器中，上层细胞形成后，有时在它的上部还有一群游离核，一般称之为"多余核"(图版 1:7，图版 2:1)。这群细胞核的来源，可能是精子有丝分裂的结果，它们随着胚的进一步发育而最终消失，这种现象在系统发育上的意义尚不清楚。

三、胚胎选择阶段

由于福建柏的颈卵器是复合颈卵器，在每个雌配子体中有很多颈卵器存在，往往有一个以上的颈卵器同时受精，因此，有明显的简单多胚现象。原胚成熟后，由于胚细胞独立发育成幼胚，裂生多胚也普遍存在。因此，在每个胚珠中，往往形成几十个幼胚。这些幼胚在雌配子体中所处的空间位置不同，它们的发育时期也不同。其原因是：(1)胚柄伸长的速度不同；(2) 幼胚生长发育的速度不等，它们所处的环境和提供的营养条件也不一致。通常，在这些胚当中，大部分分别先后退化消失，往往只有处于雌配子体最深处的那个胚，能获得正常的分化发育。可见，早期阶段虽有大量的幼胚存在，但随着时间的推移，胚之间发生自然淘汰，以致最终每个种子只有一个胚存在。这个阶段就是胚胎选择阶段。

为什么只有处于雌配子体前沿的胚能获得进一步发育，而其他幼胚却中途陆续败育？这可能与酶的活动和营养状态有关。当大量的幼胚形成后，它们共处于雌配子体组织中间的空腔中。这个空腔是胚在向前推进的过程中，将雌配子体细胞分解的结果（图版 2:9)。与此同时，幼胚同化了由雌配子体细胞提供的部分营养。因此，在营养条件上，往往前面的幼胚处于优越的地位。

讨　　论

对柏科植物的分类，归纳起来基本上可以分成 2—4 个亚科。从胚胎发育的角度看，我们认为李惠林 (1953) 的分类是比较合理的。他按南、北两半球把柏科植物分成两个亚科，这与柏科植物早期胚胎发育的资料是基本一致的。柏科植物的原胚发育，在游离核阶段有两种显然不同的情况：南半球 Callitroideae 亚科的植物，如 Fitzroya, Actinostrobus, Callitris 和 Widdringtonia 属等，其原胚发育基本是受精卵经过 2 次连续的有丝分裂，产生 4 个游离核的原胚，然后形成初生胚细胞；北半球柏木亚科的植物，如崖柏、罗汉柏、侧柏、翠柏、柏木、扁柏、福建柏和刺柏等属的植物，它们的原胚游离核要经过 3 次连续的有丝分裂，于 8 核阶段才形成初生胚细胞[9]。北半球有一个比较特殊的单种属是 Tetraclinis, Hayata (1932) 曾把它提高到科 (Tetraclinaceae) 的水平[11]；李惠林则把它单独成立一个族，并归于南半球的 Callitroideae 亚科，它的原胚是在 4 核向 8 核过渡时形成初生胚细胞。其原胚的具体发育过程，还有待进一步探讨。

就松柏目植物而言，除南洋杉外，根据爱尔兰胚胎学家 Doyle (1963、1972) 的意见[6,7]，

原胚发育基本上可以分为 2 种类型：其一为松树型，包括整个松科植物的原胚发育；其二为标准型，包括杉科、柏科、罗汉松科、三尖杉科和红豆杉科的原胚发育。标准型原胚发育的特点是，成熟原胚由 3 群不同性质的细胞组成。从原胚发育和多胚类型来看，柏科植物原胚的正常发育属标准型。北半球的罗汉柏、崖柏、侧柏、柏木、扁柏、福建柏和刺柏等属，都属标准型的原胚发育类型。南半球的 Callitris、Actinostrobus 和 Widdringtonia 等 3 个属，因为原胚是在 4 核时形成细胞壁，所以它们的原胚发育与标准型略有不同：第一、标准型的原胚一般都有原胚柄，但上述南半球的 3 个属，在原胚发育的初期，不形成原胚柄，只有初生胚柄和次生胚柄系统；第二、Callitroideae 亚科的植物在原胚胞壁形成后，进一步分裂的结果并不直接产生 3 群细胞，而是形成 2 群细胞（一群是初生胚柄，另一群是初生胚细胞）。总之，从原胚发育看，柏科南、北两半球的植物，确表现了较大的不同。

多胚现象是本科植物的共同特点。其中，崖柏属仅具简单多胚，偶尔也有胚管裂生的情况存在(Sugihara, 1963)[17]。罗汉柏属则相反，一般是由胚管引起裂生多胚，偶尔也有简单多胚现象。根据现有报告，其他各属均兼具裂生多胚现象。但不管是简单多胚现象，还是胚管引起的裂生多胚，都是属于比较原始的特征。罗汉松科和杉科植物，大部属于由胚管引起的裂生类型。唐锡华(1948)在 Juniperus chinensis 的研究中，曾报告过裂生多胚的另一种特殊方式：初生胚柄（=Doyle 的原胚柄）稍微延长后，原胚的每个初生胚细胞延长成胚柄状，然后在其末端切出胚细胞，那个延长的细胞，Cook 称之为胚柄管（Suspensor tubes)。这个过程可以反复进行，因此，产生多级连续的胚柄管。最终，其末端的细胞反复分裂产生多细胞的胚团。这是一种更为特化的裂生类型，在福建柏属中，也有这种现象。

在柏科植物中，南半球的 Callitris、Actinostrobus 和 Widdringtonia 等 3 个属，虽然都是初生胚柄引起的裂生多胚，但其裂生方式更为特化，可认为是本科最进化的一群。

李惠林（1953）把北半球的柏木亚科分成 3 个族，并认为它们的进化方向是：柏木族⟶罗汉柏族⟶刺柏族。根据柏科植物的多胚类型来看，我们同意李惠林（1953）把福建柏属置于柏木族中。但是，关于北半球 3 个族的关系，似乎罗汉柏族最为原始，其次为柏木族，刺柏族最进化。至于福建柏属的位置，则是处于柏木族的扁柏属和刺柏族的圆柏属之间的地位。因为福建柏属除兼具裂生多胚外，还有形成“多级胚管”的特殊情况。

根据胚胎学的现代观点，Pilger（1926），Moseley（1943）和 Buchholz（1948）对柏科的分类处理有不妥之处，如他们把福建柏属放在罗汉柏亚科，而不是放在柏木亚科。从球果结构来看，福建柏属与扁柏属和柏木属的关系密切，如同 Janchen（1950）和李惠林（1953）那样，把它们放在一起组成一个族是合适的。综上所述，我们的基本观点与郑万钧、傅立国（1975、1978）和李惠林（1953）[12,13] 的报告是一致的。

参 考 文 献

[1] 陈祖铿、王伏雄，1978：白豆杉的胚胎发育及其系统位置的商榷。植物分类学报，**16**（2）：97—106。
[2] 陈祖铿、王伏雄，1979：白豆杉的配子体发育和受精作用。植物学报，**21**（1）：19—29。
[3] 郑万钧、傅立国、诚静容，1975：中国裸子植物。植物分类学报，**13**（4）：56—111。
[4] 郑万钧、傅立国等，1978：中国植物志（第七卷），科学出版社。
[5] Buchholz, J. T., 1948: Generic and subgeneric distribution of the coniferales. *Bot. Gaz.* **110**(1): 80—91.
[6] Doyle, J., 1963: Polyembryogeny in Pinus in relation to that in other conifers-A survey.

Proc. Roy. Ir. Acad. **62B** 13: 181—216.
[7] Doyle, J. and Brennan, M., 1972: Cleavage polyembryony in conifers and taxads-A survey. cupressaceae, Pinaceae and conclusions. *Sci. Proc. R. Dublin Soc, Ser. A.* 4(10): 137—158.
[8] Eckenwalder, J. E., 1976: Re-evaluation of Cupressaceae and Taxodiaceae: A proposed merger. *Madroño* **23**(5): 237—300.
[9] Favre-Duchartre, M., 1970: Des ovules aux graines. Masson & Cie.
[10] Florin, R., 1963: The distribution of conifer and taxad genera in time and space. *Acta Horti Bergiani.* **20**(4): 121—312.
[11] Hayata, B., 1932: The Taxodiaceae should be divided into several distinct families, i. e. the Limnopityaceae. cryptomeriaceae, Taiwaniaceae and the Cunninghamiaceae, and further Tetraclinis shonld represent a distinct family, the Tetraclinaceae. *Bot. Mag. Tokyo.* **46**: 24—27.
[12] Li, Hui-Lin, 1953: Present distribution and habitats of the conifers and taxads. *Evolution* **7** (3): 245—261.
[13] Li, Hui-Lin, 1953: A reclassification of Libocedrus and Cupressaceae. *Jour. Arnold Ard.* **34** (1): 17—36.
[14] Miller, C, H. Jr., 1977: Mesozoic conifers. *Bot. Rev.* **43**(2): 217—280.
[15] Moselye, M. F. Jr., 1943: Contributions to the life history, Morphology and phylogeny of Widdringtonia cupressoides. *Lloydia* **6**(2): 109—132.
[16] Pilger, R., 1926: Gymnospermae in Engler, A. und K. prantl's *Die Natürlichen pflanzenfamilien.* II. *Tiel.*
[17] Sugihara, Y., 1963: The embryogeny of Thuja occidentalis L. *Sci. Rpts. Tohoku Univ. 4th Ser. Biol.*, **29**: 365—367.

THE EARLY EMBRYOGENY OF THE GENUS FOKIENIA WITH A NOTE ON ITS SYSTEMATIC POSITION

Chen Zu-keng　and　Wang Fu-hsiung
(Institute of Botany, Academia Sinica)

Abstract

The present investigation deals with the early embryogeny of *Fokienia hodginssii* (Dunn) Henry et Thomas with a note on its systematic position. The material was collected on April 17 to September 13 in 1964 from longquan, Fengyang Shan in the province of Zhejiang, at alt. 1000 to 1400 M.

Fokienia Henry et Thomas, a member of the subfamily *Cupressoideae* of northern hemisphere, is a monotypic genus with the only species *Fokienia hodginssii* (Dunn) Henry et Thomas.

The zygote divides three times, giving rise to eight free nuclei, then wall-formation follows. As a result, the 8 cells of the proembryo are arranged in two groups: The upper one, the open tier (O) and the lower one, the primary embryo cells (PE). The relative number of these cells (O : PE) is usually 4 : 4, occasionally 5 : 3, rarely 6 : 2. The cells in the upper and lower groups divide simultaneously. A proembryo of three groups of cells may be formed. The upper tier (U), the suspensor tier (P), and the embryo cells (E). U : S : E is usually 4 : 4 : 8, occasionally 5 : 5 : 6. rarely 6 : 6 : 4. The U and E are of common in origin.

The primary embryo cells sometimes remain undivided though the cells of upper tier divide as usual and the prosuspensor celts elongate also. In this case, U : S : E is 4 : 4 : 4 or 5 : 5 : 3 or 6 : 6 : 2.

Cleavage polyembryony occurs quite often. Generally, the cleavage polyembryony

is caused by the different growth rate of the primary suspensor. Sometimes, the terminal cells cut off when cells of primary suspensor are elongating. The terminal cells elongate and divide repeatly, thus a number of successive suspensor tubes are produced. This is a derivative type in the cleavage polyembryony of *Fokicnia*. This specialized type of polyembryony likes that of the Juniperoid.

Different view points exist in the taxonomic treatments of the *Cupressaceae*. Many taxonomists divide the family *Cupressaceae* into 2—4 subfamilies. From the view point of the early embryogeny, the author considers that Li's (1953) treatment is a more appropriate one. According to cone structure and arrangement of ovuliferous scales. Li (1953) divides the family *Cupressaceae* into two subfamilies; i.e. subfamily *Cupressoideae* of northern hemisphere having ovuliferous scales of imbricate arrangement and *Callitroideae* of southern hemisphere having scales of valvate arrangement.

It is interesting to note that the wall-formation of proembryo in northern hemisphere plants of *Cupressaceae* takes place at 8 free nuclear stage, while those in southern hemisphere ones, at 4 free nuclear stage. Apparently, the status of proembryogeny gives support to the view points of Li (1953). From the point of view of early embryogeny, however, there are still more questions to be discussed. For example, in the subfamily *Cupressoideae* of northern hemisphere, Li considered the tribe Cupresseae as the primitive and the genus Thujopsis of the tribe Thujopsideae derives from genus *Fokienia of* the tribe Cupresseae. According to the data obtained from the early embryogeny, the author considers the tribe Thujopsideae to be the most primitive of the three tribes in the subfamily *Cupressoideae,* then the tribes Cupresseae and finally, the tribe Junipereae.

Embryogenesis of *Fokienia,* the northern hemisphere members of the *Cupressaceae,* is a specific type, whose systematic position is possibly between *Chamaecyparis* and *Sabina.*

Explanation of plates

Plate 1

Fig. 1, Showing the zygote at metaphase. June 30, 1964. ×400; Fig. 2, Showing the zygote at anaphase. June 27, 1964. ×400; Fig. 3, Showing proembryo at 2-free nuclear stage. June 24, 1964. ×400; Fig. 4, Proembryo at 4-free nuelear stage. showing nuclei surrounded by starch grains. June 24, 1964. ×400; Fig. 5, Proembryo at 4-free nuclear stage, showing protoplasmic fibers around nuclei. June 27, 1964. ×400; Fig. 6, Proembryo at 8-free nuclear stage, showing protoplasmic fibers around nuclei. June 24, 1964. ×400; Fig. 7, Proembryo at 2-free nuclear stage. showing the supernumerary nuclei at the top of the archegonium. June 24, 1964. ×200; Fig. 8, Showing the cell of open tier at mitosis. June 30, 1964. ×400; Fig. 9, Proembryo showing U:S:E = 5:5:6. June 27, 1964. ×200.

Plate 2

Fig. 1, Showing sperm entered archegonium after young embryo formation. June 27, 1964. ×400; Fig. 2, Showing the primary embryonic cell at anaphase. June 27, 1964. ×400; Fig. 3, Showing the primary suspensors with embryonic cell. July 3, 1964. ×400; Fig. 4—5, Prosuspensors just started to elongate and bend. July 6, 1964. ×100; Fig. 6, Primary suspensor beginning to elongate. July 3, 1964. ×200; Fig. 7—8, Prosuspensor with bendings and foldings conspicuously elongated (from dissected material). July 9, 1964. ×20; Fig. 9, Transection of early embryo and female gametophyte. July 9, 1964. ×100.